

夜行性传粉蛾类研究进展

杨晓飞¹, 朱琳², 李后魂^{1,*}

(1. 南开大学生命科学学院, 天津 300071; 2. 南开大学环境科学与工程学院, 天津 300071)

摘要: 在生态系统中蛾类是很多植物的传粉者, 是全球多样性的一个关键组成, 对生态环境的影响重大。它们绝大多数营夜行性生活, 因此, 蛾类传粉生物学的研究被极大地忽视了, 它们对整个传粉生态链的贡献可能并没有得到正确的评价。本文对国内外关于夜行性蛾类传粉研究进行了系统的整理, 主要介绍了夜行性访花蛾类多样性、夜行性与昼行性传粉的区别、夜行性蛾类的研究方法、蛾类传粉生物学及生态学等方面的研究情况。结果显示, 截至2018年6月, 有访花或传粉行为的蛾类物种文献记载为596种, 涉及鳞翅目15个总科的29个科; 夜行性与昼行性传粉无论是传粉昆虫还是被传粉植物在形态上都具有明显的适应性特征; 夜行性蛾类的研究方法主要包括灯诱法、样段计数法、观察法以及由此衍生的一些技术手段。希望本综述能够为我国传粉蛾类与虫媒植物的相互作用研究提供有益的参考。

关键词: 蛾类; 传粉; 夜行性; 多样性; 生物学

中图分类号: Q969 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2018)09-1087-10

Advances in nocturnal pollinating moths

YANG Xiao-Fei¹, ZHU Lin², LI Hou-Hun^{1,*} (1. College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China; 2. College of Environmental Science and Engineering, Nankai University, Tianjin 300071, China)

Abstract: Moths are important pollinators of a diverse range of plant species in ecosystems. They, as a key composition in global diversity, have considerable impacts on eco-environment. The majority of them are nocturnal insects. However, studies on nocturnal pollination biology to date have largely been ignored. Their contribution to the provision of pollination ecosystem services may have been underappreciated. In this article, we made a systematic review of the studies of nocturnal pollinating moths across the world, mainly including the diversification, distinction between nocturnal and diurnal pollination, research methods, and pollination biology and ecology. The results showed that, up to June 2018, there were 596 species of moths, involving 29 families of 15 superfamilies of Lepidoptera, which have been recorded for flower visit or pollination. Both nocturnal and diurnal pollinators and pollinated plants have obvious adaptive characteristics in morphology. The research methods of nocturnal moths include the light trap, sample section counting, observation and some technical methods derived therefrom. It is hoped that this review will provide a useful reference for the study of the interaction between pollinators and entomophilous plants in China.

Key words: Moths; pollination; nocturnal habit; diversity; biology

从生态学角度来讲, 植物-传粉者的关系可能是植物-动物相互关系中最重要方面。据统计, 全球

由动物访花的被子植物有 308 006 种, 占到整个开花植物数量的 87.5% (Ollerton *et al.*, 2011; Winfree

基金项目: 国家自然科学基金项目(31672372)

作者简介: 杨晓飞, 男, 1986 年 8 月生, 山西太原人, 助理研究员, 研究方向为昆虫生态与进化, E-mail: nkyangxiaofei@126.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lihoun@nankai.edu.cn

收稿日期 Received: 2018-04-17; 接受日期 Accepted: 2018-06-07

et al., 2011)。没有传粉者,很多植物可能就不能产生种子并繁殖;没有植物提供花粉、花蜜和其他方式作为回报,很多动物种群可能下降甚至灭绝,连带着食物链更高级动物的级联反应 (Ollerton *et al.*, 2011; Devoto *et al.*, 2011)。绝大多数被子植物的花有不止一种的传粉者 (Pellmyr and Thompson, 1996)。研究显示全球正在经历着第六次多样性持续下降以及大量物种灭绝,平均每十年大概有 1% ~ 10% 的多样性消失 (Kluser and Peduzzi, 2007)。可能的主要原因是栖息地的破坏和气候改变 (Butchart *et al.*, 2010; Potts *et al.*, 2010; Fox, 2013)。这些严重威胁生态系统和人类活动,加上近些年由于资源匮乏、粮食短缺等世界性问题的日益严重,传粉生态学的研究受到前所未有的关注。因此,为了识别因日益增加的栖息地变化及人类活动利用土地情况变化而缺失或即将缺失的物种,有必要开展关于夜行性传粉蛾类物种组成和相对丰富度的研究 (Winfree *et al.*, 2011)。

夜行性传粉系统和昼行性传粉系统共同构成了整个传粉生态服务链。大部分研究集中在昼行性昆虫,极大地忽视了对夜行性传粉昆虫的研究。而夜行性传粉者又是全球多样性一个关键的组成,它们为农作物及野生植物提供至关重要的传粉生态服务 (Potts *et al.*, 2010)。进入 21 世纪以后,随着人类社会的进步,夜行性昆虫作为植物传粉者的重要的功能性角色得到了越来越广泛的肯定。然而,由于夜间执行野外工作的各方面限制,没有人知道夜行性传粉系统的规模 (Devoto *et al.*, 2011; Macgregor *et al.*, 2015)。很多传粉者物种生物学知识的缺乏导致了它们保护力度的缺乏。证据显示在世界范围内生态系统中蛾类是相当一部分植物的传粉者 (Macgregor *et al.*, 2015)。然而,它们的重要性以及对传粉生态服务链的贡献可能并没有得到正确的评价。本文将着重对夜行性传粉蛾类的多样性、研究方法、传粉生物学及生态学等方面的研究加以整理,为开展进一步的研究提供参考。

1 夜行性和昼行性传粉昆虫的区别

通常在夜间授粉的植物具有一些区别于在白天授粉植物的特征 (Fenster *et al.*, 2004; Reynolds *et al.*, 2009)。首先,开花时间通常在黄昏或晚上,一些特定植物的花在白天会关闭 (van Doorn and van Meeteren, 2003);其次,一些花通常是白色或苍白的

颜色,与夜间昏暗光线色彩反差比较明显 (Lunau and Maier, 1995),它们通常释放一些气味以吸引传粉者;再者,夜间传粉的花通常有较深的管状花冠,内有花蜜积累,仅能由蛾类的喙取到,其他昆虫因为喙比较短而无法够着 (Raguso, 2008)。因此,由蛾类传粉的花通常会为传粉者提供一些回报,如花蜜或产卵位置 (Dotterl *et al.*, 2006; Kephart *et al.*, 2006)。

研究显示,蛾类比其他昆虫搬运花粉的距离更远,这种长距离的花粉转运对植物具有重要的遗传影响 (Herrera, 1987; Barthelmess *et al.*, 2006)。早在 1980 年,就有研究尝试对两种夹竹桃科植物 (*Asclepias syriaca* 和 *A. curculitr*) 上的夜行性和昼行性传粉者的传粉效率进行评价 (Bertin and Willson, 1980)。随后,又有研究对其他植物 (如忍冬科、石竹科等) 上的夜行性和昼行性传粉者进行更深入的比较 (Bertin and Willson, 1980; Young, 2002; Barthelmess *et al.*, 2006)。经总结,相比昼行性传粉者,夜行性蛾类传粉的优势包括:促进花粉的长距离扩散,有助于距离较远的植物种群间基因交流 (Barthelmess *et al.*, 2006);传粉更有效、质量更高,夜行性传粉者消耗的花粉更少,虽然携带的花粉粒较少,但所传粉的植物显示出同等甚至更高的种子形成 (Miyake and Yahara, 1998; Macgregor *et al.*, 2015)。在某些情况下,即使是昼行性传粉相关的植物也可能需要通过夜行性传粉体系来获得最大的繁殖率 (Dar *et al.*, 2006)。在金银花的传粉体系中,蛾类比蜜蜂更有传粉效率,因为蜜蜂搜集花粉是为了供养幼虫,它们必须比蛾类转运更多花粉才能达到相同的传粉效率,因此,由蛾类传粉的植物通常只需要投入较少的花粉产出 (Miyake and Yahara, 1999)。

2 夜行性传粉蛾类概况

蛾类是最主要的夜行性传粉者,对人为因素造成的夜间环境变化非常敏感。经常被作为生物多样性及栖息环境质量的指示生物 (Truxa and Fiedler, 2012)。很多的研究试图借助蛾类夜间活动以及物种多样性的变化寻找人类社会的发展对生态环境造成的影响 (Butchart *et al.*, 2010; Gaston *et al.*, 2013; Bennie *et al.*, 2014; van Geffen *et al.*, 2014)。

全世界的蝴蝶和蛾类估计约 50 万种 (Kristensen *et al.*, 2007),目前已记载近 18 万种 (Hamm and Wittmann, 2009),其中蝶仅占到整个鳞翅目昆虫的大约 10% (Hahn and Bruhl, 2016),其

他绝大部分则是营黄昏或夜间生活的蛾类。很多蛾类成虫都访花(图 1), 同时它们通过摄入花蜜来延长寿命或增强繁殖力。当然, 也并不是所有访花的蛾类都能传粉。蛾类最初访花是为了获取花蜜, 这种高能的资源是大部分蛾类物种成虫主要的食物。

一些研究也阐明了有蛾类作为传粉性种子寄生者的角色, 在这些特定的关系中, 蛾类在花上传粉和产卵, 为它们的幼虫提供食物供给 (Riley, 1892; Thompson and Pellmyr, 1992; Fleming and Holldand, 1998; Reynolds *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2012)。

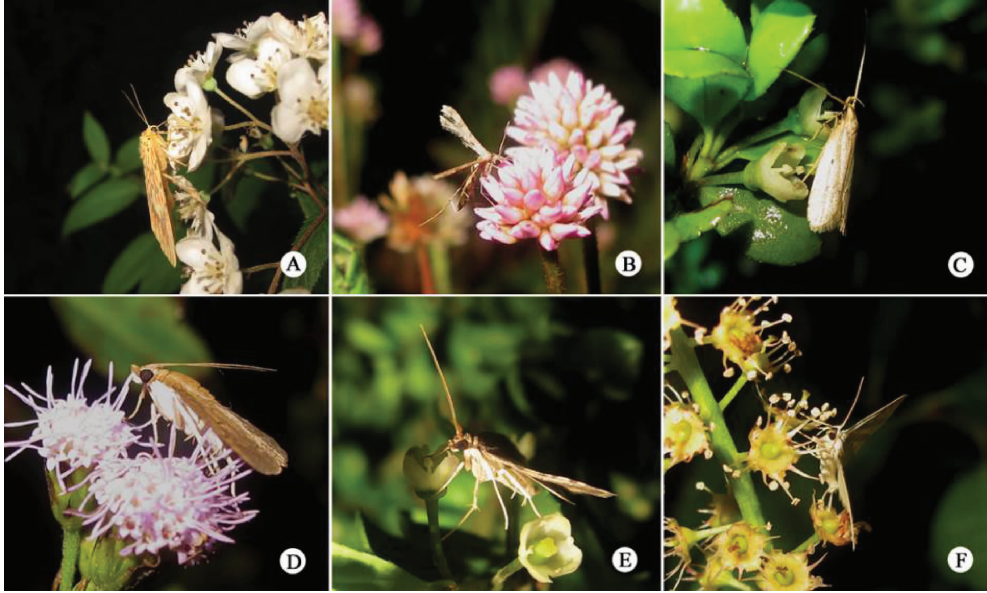


图 1 夜行性蛾类访花行为

Fig. 1 Pollination behaviors of nocturnal moths

A: 夜蛾科 Noctuidae; B: 羽蛾科 Pterophoridae; C: 祝蛾科 Torodoridae; D, E: 草螟科 Crambidae; F: 尺蛾科 Geometridae.

在多种生态体系中蛾类都是重要的传粉者, 包括热带雨林、热带草原、温带针叶林、草地以及海洋岛屿, 涉及南极洲以外的所有大陆 (Macgregor *et al.*, 2015)。一些研究认为蛾类在授粉服务方面的重要性仅次于蜜蜂 (Chamorro *et al.*, 2012)。决定每种传粉者效力的主要因素包括两种: 它们在传粉者类群中的相对丰富度和移动及放置花粉的效率 (Young, 2002)。当种群数量最大的传粉者同时也是最为有效的传粉者时, 植物将倾向于选择特化 (Waser *et al.*, 1996)。在野外研究中访花者的实际丰富度和与植物相互作用模式的频率有一个辩证的关系, 即在传粉者-植物相互作用关系中最丰富的物种同时也是拥有最多相关联植物的物种 (Devoto *et al.*, 2011)。

夜行性传粉蛾类在热带最为常见, 从夜晚开花的高大乔木、水生植物到草丛小花都有传粉, 其研究主要集中在欧洲以及美洲, 其次是非洲和澳洲。Macgregor 等 (2015) 通过 ISI 数据库进行检索, 时间跨度从 1971 年到 2013 年, 筛选出欧洲和北美地区关于夜行性蛾类传粉研究的文章 168 篇; Hahn 和

Bruhl (2016) 联合 ISI 数据库和谷歌学术进行检索, 发现欧洲和北美地区关于蛾类-植物传粉关系的文章或书籍有 300 多篇, 涉及到 227 种蛾类与植物授粉体系, 其中的热点是夜行性传粉蛾类丝兰蛾与丝兰的互利共生关系研究; Buxton 等 (2018) 对新西兰的传粉蛾类研究文献进行了系统的整理与概括, 并与同处澳洲的澳大利亚以及全球传粉蛾类研究进行了比对; 在非洲关于夜行性传粉蛾类的研究集中在南非, 主要是一些针对性植物与昆虫的传粉关系, 如马达加斯加岛长喙天蛾与大彗星兰的传粉生物学研究 (Wasserthal, 1997; Netz and Renner, 2017), 兰科植物 *Mystacidium pusillum* 上传粉蛾类的多样性监测等 (Peter and Venter, 2017)。

3 夜行性传粉蛾类的研究方法

3.1 灯诱法

通过灯诱对蛾类进行取样是一个最有效也是使用最广泛的方法 (Truxa and Fiedler, 2012; Merckx and Slade, 2014)。很多昆虫学家和生态学家用各

种工具以及不同的灯诱形式进行夜行性昆虫多样性及传粉等方面的调查、监测研究。Birkinshaw 和 Thomas (1999) 总结了 3 种最常用的灯诱方法: (1) 发电机或者家用电源供电的 125 W 高压汞灯灯诱 (Robinson trap); (2) 一个 200 W 的钨丝灯灯诱 (Rothamsted trap); (3) 由 12 V 电池供电的便携式 6 W 黑光灯灯诱 (Heath trap) (Birkinshaw and Thomas, 1999)。New (2004) 从不同角度再次强调了这 3 种方法的普遍性。

用灯光吸引蛾类对于夜行性传粉者的研究有一个功能性的结果,即通过检查灯诱捕捉的蛾类是否携带花粉以及所携带的花粉数量以及多样性,能够初步判断特定地区访花蛾类的种类以及由夜行性蛾类传粉的植物物种。如 Banza 等(2015)就是通过灯诱法检测了蛾类在地中海盆地多样性热点地区作为传粉者的角色,结果显示灯诱蛾类数量的 76% 携带有花粉。绝大多数的蛾类在不主动取食的时候会将它们的喙紧紧地卷曲起来。因此,如果检测到蛾类喙上沾有花粉,说明该蛾类已经访过花了,但不太可能是从其他地方沾上的 (Macgregor *et al.*, 2017)。因此,为了避免出现交叉污染,在统计访花蛾类物种时,只有从喙上取下的花粉算作有效数据。而收集花粉一般使用传统的方法:载玻片上滴碱性品红,用无色指甲油密封,这样做主要是为了避免污染,然后做成玻片。将密封好的玻片放在光学显微镜下,通过显微分析图像技术观察。尽管如此,目前对于这类花粉的鉴定还是没有能快速鉴定到具体物种的方法。Macgregor 等(2017)在寻找夜间路灯背光面花粉转运被破坏的证据时,对花粉的鉴定主要是通过对比当地大学收集的关于花粉的文献、所掌握的当地植物知识以及昆虫传粉可能涉及的植物单元。但是风媒花粉的鉴定已经发展了一系列的技术手段,如 Gottardini 等(2007)用红外光谱仪作为风媒花粉的鉴定工具;Mitsumoto 等(2009)使用自体荧光图像分析鉴定花粉的种类;Marcosa 等(2013)使用显微成像与花粉纹理分析相结合的方法分析花粉的种类;Crouzy 等(2016)发展了趋向于机械化的全光谱自动识别系统来分析花粉种类。相信这些技术手段的发展可以为传统虫媒植物花粉的鉴定提供很多有价值的参考与借鉴。

在对于一个地点访花蛾类进行调查时只用灯诱法可能会有一定的局限性。因为昆虫行为以及视觉生理决定了蛾类对灯光的反应 (Birkinshaw and Thomas, 1999)。不同蛾类物种的趋光性不同,这使

得灯诱效果会产生相对应的偏向性。另外,这些结果的本质会部分地依赖于蛾类对灯光强弱的反应程度 (Macgregor *et al.*, 2015)。蛾类在最接近灯光附近的访花行为可能被干扰,如果蛾类是从光源相对较远点的周围地区被吸引过来的,那灯光附近蛾类的数量会逐渐增加,这可能使得灯光附近的传粉增加,从而能够抵消被破坏的访花行为。同时,因为灯光的生态学陷阱作用,周围的传粉将降低 (Macgregor *et al.*, 2017)。而且因为灯光的作用,一些蛾类很有可能在还未访花之前就被吸引过来,可能造成访花蛾类物种以及花粉种类统计数据偏低。

对于夜行性蛾类的研究,灯诱法的一个最大的好处是它的连续性。灯诱法能够记录持续很长时间的的数据。以分组的形式进行持续的灯诱,这些数据能够提供一个地点长期的蛾类物种名单,同时能够记录因环境或其他变化而导致的访花蛾类物种以及花粉种类组成的变化,为不同物种种群的变化趋势提供一些有效信息。

除了不依赖于灯光的诱捕方法以外,还有一些比较有针对性的方法,如:把糖涂抹在树上进行诱捕,用浸泡过酒或糖的绳子诱捕,通过性诱剂等诱捕,这些方法一般用于没有趋光性或趋光性较差的夜行蛾类;对于飞行能力较差的蛾类可以用抽吸的方法 (suction trap);对于低空飞行的蛾类可以用马氏网捕捉 (Malaise trap) (Birkinshaw and Thomas, 1999)。

3.2 样线/样段计数法

横截面/样线计数法,针对特定样区选取若干样线,每隔一段距离记录前面 5 m 空间内的蛾类数量以及种类。样线计数法多用于野外监测,在 20 世纪 70 年代中期开始用于蝴蝶多样性的监测,1997 年 Spalding 将其应用于一种夜蛾的种群动态研究,并且他认为样线计数法的主要意义在于能够提供针对性物种种群数量的年度变化,但相比灯诱法,样线计数法在访花蛾类研究广度上不够 (Spalding, 1997)。

New (2004) 对样线计数法的优缺点进行了详细的分析,认为相比灯诱,样线计数法有 5 个优点: (1) 成本低,操作容易; (2) 这种方法对访花行为的影响比较小; (3) 能够取到无法用灯光或其他引诱剂捕到的种类; (4) 最初的丰富指数能促进世代以及年代间的对比; (5) 结合栖息地与蛾类迁移率,能够建立一个种群大小的精确测量;可能的缺点则包括: (1) 在调查过程中可能容易忽略一些个体; (2) 个体数量太多时可能无法做到逐一识别; (3) 易

受天气影响,作为数据质量控制的组成,最理想数据的天气条件没有统一的定义和标准。

在对夜行性访花蛾类的研究中,样线计数法可以对相对密度进行重复测量,能够提供特定栖息地的数据,一般适宜作为灯诱法的一个有效补充。

3.3 野外观察法

大多数对植物与传粉者关系的野外研究使用的方法是观察法。通过对捕捉到的蛾类进行花粉检查尽管能够确定是否为访花蛾类,但在任何特定的花上发现的很大比例的访花者可能不是有效的传粉者,没有观察到具体的访花行为是无法作为证据支持传粉关系成立的。这种方法最大的弊端是无法做到不间断观察,而野外观察法又是访花蛾类传粉生物学研究的主要手段,尽管在夜间这样的调查执行起来相对比较困难,但为了确定夜行性蛾类传粉体系以及哪些植物是由它们传粉的,野外行为学的观察是必须的。为了最大限度地克服这一弊端,很多野外生物学家尝试引入各种现代化设备,于是从粗放的野外观察中逐步发展出夜视摄影、录像观察等方法。从观察到单独的访花到证实依赖蛾类进行传粉,都能够作为支持传粉关系成立的证据。Macgregor等(2015)统计的168篇关于夜行性蛾类传粉的文献中只有8篇是通过花的特征推断蛾类传粉而没有进一步的证据。

任何一种方法都不可能做到全面而细致,多种方法相互结合才是对夜行性蛾类传粉体系进行研究最有效的方式。如Wasserthal(1997)运用红外夜视仪和闪光摄影技术相结合的方式首次获取到长喙天蛾对大彗星兰传粉的直接证据;Atwater(2013)通过观察法与灯诱相结合的方式调查佛罗里达沙丘生态系统中传粉的蛾类以及它们潜在的传粉能力;Macgregor等(2017)比较了样段计数法与灯诱法中观察或捕捉到的蛾类转运的花粉的数量以及多样性,通过两种方法相结合的方式调查人造光对夜间蛾类传粉的影响。

4 夜行性访花蛾类研究重点领域

4.1 蛾类多样性研究

访花蛾类的多样性研究主要目的是为了理解夜行性昆虫作为植物传粉者的功能性角色以及它们潜在的传粉能力,评估传粉蛾类在生态系统中的重要作用,为了正确评价夜行性蛾类传粉网络在整个传粉服务链中的贡献。

Devoto等(2011)对苏格兰北方松树林的访花蛾类进行调查,抓捕了103个种超过4000头蛾子,有25个种(24.3%)能够转运花粉,但是通过比较不同年际间的数据,结果显示夜行性传粉网络和昼行性网络具有类似的性能,因此,传统意义上的昼行性植物-传粉者网络忽略了夜行性物种在其中的重要性;LeCroy等(2013)灯诱搜集了鳞翅目蓑蛾科、天蛾科、夜蛾科和螟蛾科4个科90个种,通过检验发现其中46个种(51.1%)携带花粉,最常见的夜行性访花者是夜蛾科和尺蛾科,而且通常一种传粉者能为一种以上的植物传粉,它们不会搬运大量的花粉,但这些传粉者在距离很远的同种植物之间飞行,意味着有更高的传粉效率;Atwater(2013)检测了野外观察中捕捉到的97个个体(34个种),其中64个个体(66%)携带花粉,而灯诱搜集的蛾类有33个种携带花粉,所以通过两种方法共记述了52个访花蛾类物种。Macgregor等(2015, 2017)整理归纳出有文献记载的328种访花蛾类,这些蛾类访花或传粉的植物涵盖75科,很多是双子叶植物尤其是来自于石竹目、杜鹃花目、龙胆目、唇形目,蛾类传粉的单子叶植物包括天门冬目(兰科、石蒜科、天门冬科)以及经济上比较重要的棕榈科油棕;随后他们捕捉了22科203个种的1599头蛾类个体,经检查其中10科83个种(40.9%)携带花粉。Banza等(2015)灯诱了95种257头蛾类个体,经检查其中196个个体(76%)携带花粉。

我们对有文献记载的夜行性传粉蛾类物种进行了整理统计,结果显示截至目前有访花或传粉行为的蛾类物种为596种,涉及鳞翅目15个总科的29个科(图2)。虽然访花蛾类物种数在各科的分布与各科物种数的分布基本一致,但在这29科蛾类物种中有记载的访花蛾类物种数还不到1%。据不完全统计,这29个科的蛾类物种数约占整个鳞翅目已有物种的65%,说明对夜行性传粉蛾类的研究还远远不够。在我国,除丝兰蛾科以外的鳞翅目28个科均有访花种类记录,但尚没有系统地进行过访花蛾类物种多样性统计。

4.2 作为环境质量指示生物评估光污染对人类社会的影响

蛾类作为主要的夜间生物之一,是评估夜间环境变化的理想材料。栖息地的退化和气候改变很可能是昼行性传粉者下降的驱动力(Potts *et al.*, 2010; Fox, 2013),但光污染被认为是夜行性传粉蛾类的一种潜在威胁因素(Lewanzik and Voigt, 2014; Bennie

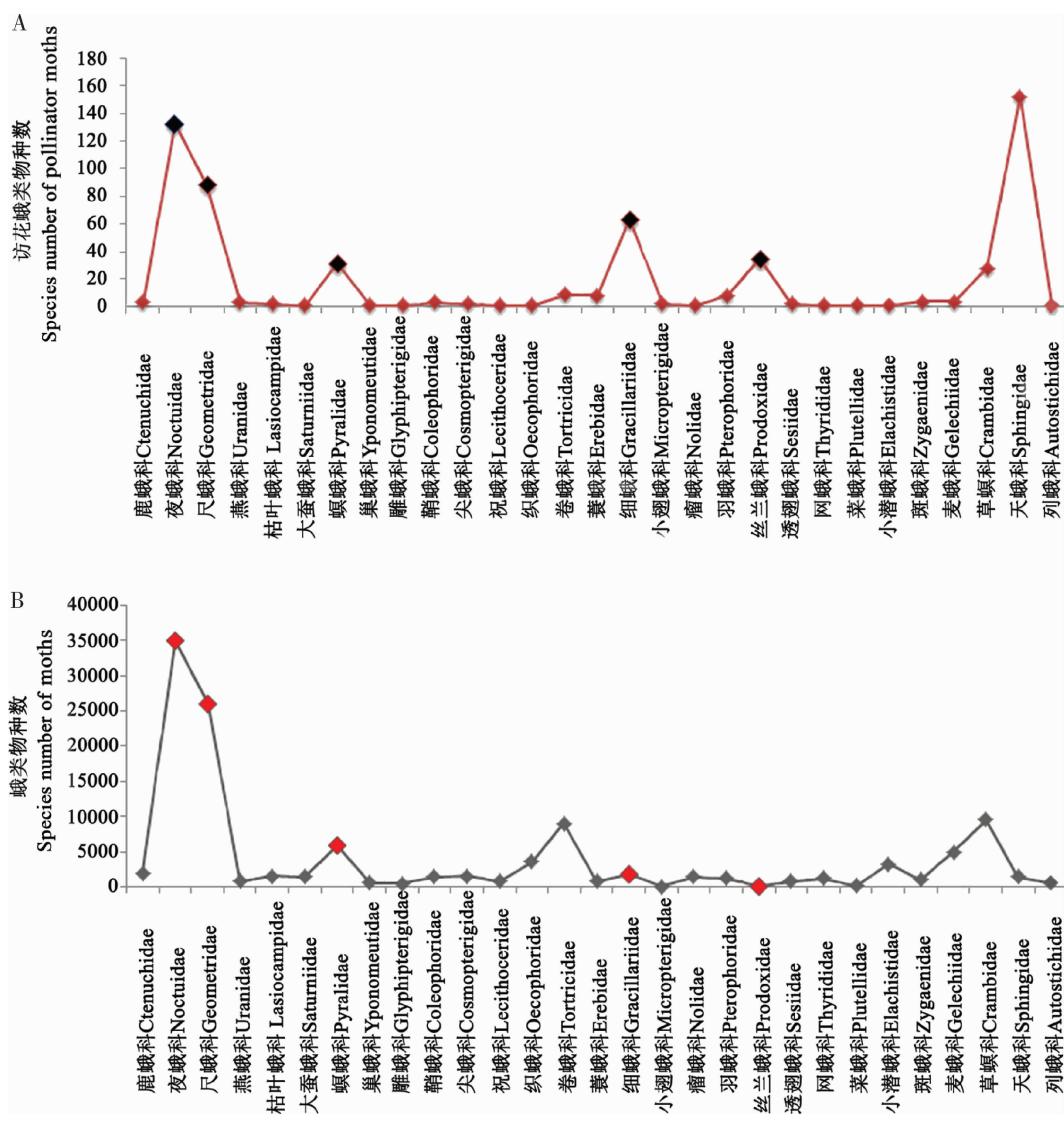


图2 访花蛾类物种及所涵盖科的分布
Fig. 2 Species and families of pollination moths

A: 访花蛾类物种数 Species number of pollinator moths; B: 蛾类物种数 Number of moth species. 黑色和红色的点代表与植物具有互利共生关系的蛾类 Black and red points indicate mutualistic moths associated with plants.

et al., 2014)。如,在人造光照亮区蛾类物种丰富度会降低,花粉的转运也会发生下降,而蛾类飞行活动因光照刺激则会被提升(Macgregor *et al.*, 2017);光源(如霓虹灯等)增强了夜间的亮度,改变了蛾类对光周期的感知(Lewanzik and Voigt, 2014);人造光能够影响夜行性蛾类的传粉产卵等行为,造成繁殖率下降(Bruce-White and Shardlow, 2011; Davies *et al.*, 2012);包括夜间蛾类在内的植物-传粉者体系的稳健性与因环境改变而导致的物种灭绝直接相关,夜行性蛾类传粉体系能够被发展为用于识别急需定向保护的关键物种(Banza *et al.*, 2015)。van Geffen 等(2014)在实验室条件下通过人造光对甘蓝夜蛾生活史进行干预,结果显示人造光能够破坏蛾

类的生活史,造成滞育,导致蛾类适应性降低,死亡率升高。

随着经济社会的发展和人们对生态环境的认识,光污染对夜间生态链的影响会受到越来越多的关注。生态环境建设已经上升为国家层面的发展战略。人造光对蛾类物种多样性以及夜间传粉生态链的很多影响还没有被实践证明,在种上及种群层面的影响研究尚处于空白。

4.3 传粉生物学及进化生物学研究

传粉昆虫与植物之间的相互关系一直是传粉生物学以及进化生物学研究的热点领域。对夜行性蛾类传粉生物学研究有助于理解夜行性昆虫潜在的传粉能力以及它们在生态系统中的重要作用。如一些

蛾类在取食花蜜时会有一种振动行为, 这种行为能够提高采粉、传粉的效率, 而且蛾类倾向于访问花冠长度大小能够兼容它们的喙的长度的花, 即有特定长度的喙的蛾类偏好一些特定物种的花 (Atwater, 2013); 在不同年份间, 夜行性传粉蛾类物种丰富度以及所传花粉量是高度变化的 (Devoto *et al.*, 2011)。

在长期的进化中, 开花植物与传粉昆虫相互作用会发生特化, 形成一些复杂的关系, 如互惠、敌对、防御等, 而这些关系往往是进化生物学的理想模型。目前在夜行性蛾类中与植物相互作用发生特化的体系仅记载有 5 种, 但这些相互关系却是夜行性蛾类传粉领域的主要着眼点, 研究起步最早也最为深入。1892 年, Riley 记录了营夜行性活动的丝兰蛾与丝兰属植物之间存在专性授粉互利共生关系 (Riley, 1892), 之后的一百多年里对这个互利共生体系的研究一直在持续着, Thompson 和 Pellmyr (1992) 又报道了丝兰蛾另外一个属 *Greya* 与虎耳草目 (Saxifragales) 一些植物的兼性共生关系; 20 世纪

末, 尺蛾及夜蛾与蝇子草属植物的兼性共生体系、螟蛾科昆虫与鸡冠柱属植物的专性授粉关系也被报道 (Pettersson, 1991; Fleming and Holland, 1998); 2003 年, 头细蛾属昆虫与算盘子属植物被发现存在专性互利共生关系 (Kato *et al.*, 2003)。二者结构发生互适应性特化, 其他昆虫无法为这一类植物传粉, 只能由特定的夜行性头细蛾为其传粉 (图 3)。在我国, 对夜行性传粉蛾类与植物相互作用特化体系的研究主要集中在头细蛾属昆虫与寄主植物的专性传粉互利共生关系上。2008 年, 夜行性传粉昆虫头细蛾与算盘子植物的专性互利共生关系被首次介绍 (白海燕和李后魂, 2008); 随后有学者对我国头细蛾属昆虫与算盘子属植物的情况进行了系统地整理 (胡冰冰等, 2011); 在之后的几年里, 关于头细蛾属昆虫不同物种的传粉生物学研究有针对性地展开 (张晶等, 2012; 杨晓飞和李后魂, 2015; 王志博和李后魂, 2015; Zhang *et al.*, 2016; Yang and Li, 2018)。

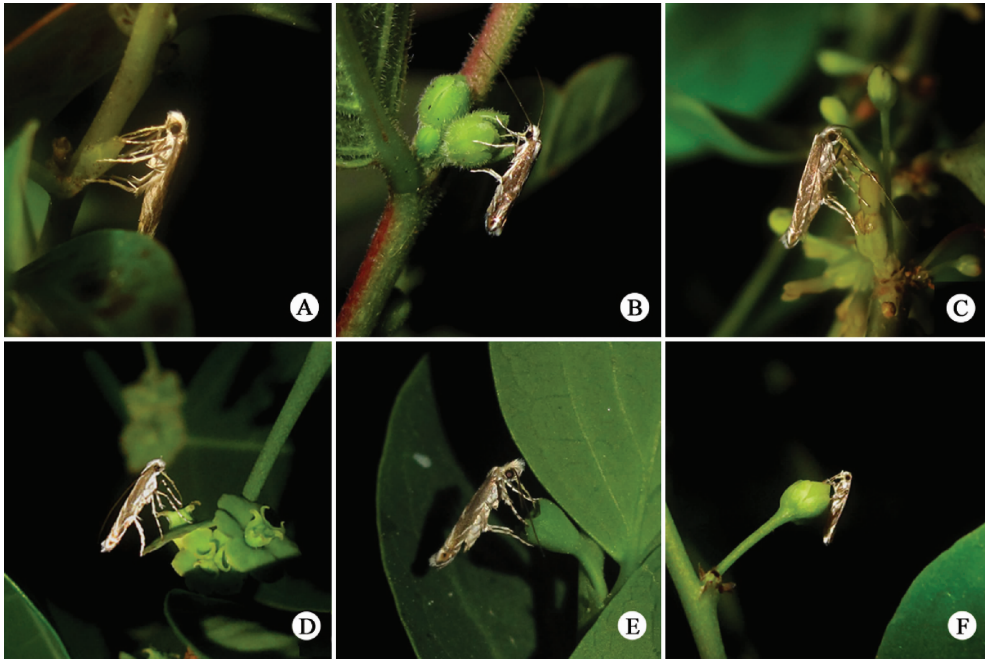


图 3 头细属昆虫在对应专性寄主上的传粉行为

Fig. 3 Pollination behaviors of *Epicephala* moths on corresponding special hosts

A: 弯眉头细蛾-白背算盘子 *E. camurella*-*Glochidion lightii*; B: 雅头细蛾-湖北算盘子 *E. subtilis*-*G. wilsonii*; C: 革叶头细蛾-革叶算盘子 *E. daltonii*-*G. daltonii*; D: 双向头细蛾-黑面神 *E. bipollenella*-*Breynia fruitcoas*; E: 小叶头细蛾-小叶黑面神 *E. vitisidaea*-*B. vitis-idaea*; F: 小果头细蛾-小果叶下珠 *E. microcarpa*-*Phyllanthus microcarpus*.

因为这些关系的发现, 相关蛾类的分类及生物学信息被快速地更新, 在访花蛾类物种数量的统计中呈现出相对应的峰值 (图 2)。但是, 由于夜间野外研究内在的本质 (Martinell *et al.*, 2010), 很多其

他物种访花行为的发现并不是因为针对性的研究, 而是一些其他的原因如与经济作物相关、行为特殊 (如天蛾的悬空传粉行为) 等在偶然的情况下被发现。对这些传粉蛾类与植物相互作用中的特化关系

的研究为生态动力学以及生物多样性机制的研究提供了很好的支持。

5 小结与展望

目前已知的访花蛾类有 2/3 都是大蛾类。在小蛾类中,除了一些种类与植物特化的相互作用以外,其他访花物种的发现更是少之又少。然而,小蛾类昆虫涵盖了鳞翅目 47 个总科中的 36 个(Kristensen *et al.*, 2007; 李后魂, 2012),在整个鳞翅目昆虫系统进化分析中是处于更靠近基部的分支,它们的形态特征更为原始,在与植物的相互作用中可能代表更早期的进化历史,而且小蛾类多数为农林害虫,与人类活动更是密切相关。因此,对小蛾类物种传粉昆虫的研究需要投入更多的精力。

夜行性蛾类传粉网络对整个传粉服务链都具有重要的贡献,其对很多植物甚至是比较重要的经济作物的传粉都具有重要的作用。因此,正确评估某一地区夜行性传粉昆虫对该地区重要经济作物的传粉贡献度将是未来研究的热点之一。

夜行性传粉蛾类研究另一个热点领域是对人类社会城市化进程加速发展过程中附带的光污染现象对夜间生态链所造成的影响的正确评估和有效防御。虽然在一些经济发达的地区已经意识到光污染是一个全球性的问题,但随着城市化进程的发展,光污染在世界范围内仍在继续增加。有很多蛾类的夜间传粉行为可能都需要通过对光线强弱的感知来开启或执行,人造光的长期干预很可能造成一系列的影响,甚至是级联反应。如由于人造光的直接作用,影响蛾类对周围光线的判断,很可能会延迟甚至阻止夜间活动的开启,造成传粉活动与植物花期的错位。全球生物多样性正在衰退,而蛾类作为生物多样性的重要组成,同样不可避免多样性衰退的趋势,而光污染的增加很有可能加速这一衰退的速度。已有学者通过对夜行性传粉蛾类的研究在寻找一些减少光污染的措施(Gaston *et al.*, 2012),但这些措施对于一个全球性的问题还远远不够。世界上夜行性传粉蛾类的研究起步早,在一些特定领域虽已取得了长足的发展,但仍存在一些问题。尽管在夜间执行野外工作会受到各方面限制,但夜行性蛾类传粉研究的主要难点却是花粉的鉴定,尤其是一种蛾类可以对多种甚至数十种植物采粉时。对某一地区访花蛾类的多样性调查首先通过检查该地区哪些蛾类能够携带花粉,当需要了解这些蛾类都访问哪些花

的时候就需要对花粉进行鉴定识别。但是,从形态上对花粉的归类很难归到较低的分类单元,所以分出的类型很可能包含一种以上的花粉,这种弊端在研究中是很常见的(Tur *et al.*, 2014)。尽管如此,截至 20 世纪末,在中国已系统研究过花粉形态的裸子植物占总裸子植物数量的 63.64%,在双子叶植物中占 36.36%,在单子叶植物中占 33.33%(赵先贵等, 1999)。这些花粉形态数据的积累为我国夜行性蛾类传粉研究提供了一定的基础。

虽然夜行性蛾类传粉在各方面的研究还远远没有达到预期,但是随着一些先进生物学技术的引入以及人们环保意识的提升,很多更广泛、更深入的研究将会开展。希望能够为我国相关领域研究的开展提供有益的参考与借鉴,促进我国传粉蛾类与植物相互作用研究的发展。

参考文献 (References)

- Atwater MM, 2013. Diversity and nectar hosts of flower-settling moths within a Florida sandhill ecosystem. *J. Nat. Hist.*, 47: 2719 – 2734.
- Bai HY, Li HH, 2008. Brief review of obligate pollination mutualism between *Epicephala* moths and Euphorbiaceae trees. *Chin. Bull. Entomol.*, 45(1): 166 – 169. [白海燕, 李后魂, 2008. 传粉细蛾与叶下珠科植物专性授粉的互惠共生体系. 昆虫知识, 45(1): 166 – 169]
- Banza P, Belo ADF, Evans DM, 2015. The structure and robustness of nocturnal lepidopteran pollen transfer networks in a biodiversity hotspot. *Insect Conserv. Divers.*, 8(6): 538 – 546.
- Barthelmess EL, Richards CM, McCauley DE, 2006. Relative effects of nocturnal vs diurnal pollinators and distance on gene flow in small *Silene alba* populations. *New Phytol.*, 169: 689 – 698.
- Bennie J, Davies TW, Duffy JP, Inger R, Gaston KJ, 2014. Contrasting trends in light pollution across Europe based on satellite observed night time lights. *Sci. Rep.*, 4: 3789.
- Bertin RI, Willson MF, 1980. Effectiveness of diurnal and nocturnal pollination of two milkweeds. *Can. J. Bot.*, 58: 1744 – 1746.
- Birkinshaw N, Thomas CD, 1999. Torch-light transect surveys for moths. *J. Insect Conserv.*, 3(1): 15 – 24.
- Bruce-White C, Shardlow M, 2011. A Review of the Impact of Artificial Light on Invertebrates. © Buglife – The Invertebrate Conservation Trust.
- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann JPW, Almond REA, Baillie JEM, Bomhard B, Brown C, Bruno J, Carpenter KE, Carr GM, Chanson J, Chenery AM, Csirke J, Davidson NC, Dentener F, Foster M, Galli A, Galloway JN, Genovesi P, Gregory RD, Hockings M, Kapos V, Lamarque JF, Leverington F, Loh J, McGeoch MA, McRae L, Minasyan A, Morcillo MH, Oldfield TEE, Pauly D, Quader S, Revenga C, Sauer JR, Skolnik B, Spear D, Stanwell-Smith D, Stuart SN,

- Symes A, Tierney M, Tyrrell TD, Jean-Christophe V, Watson R, 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, 328: 1164 – 1168.
- Buxton MN, Anderson BJ, Lord JM, 2018. The secret service – analysis of the available knowledge on moths as pollinators in New Zealand. *New Zeal. J. Ecol.*, 42(1): 1 – 9.
- Chamorro S, Heleno R, Olesen JM, McMullen CK, Traveset A, 2012. Pollination patterns and plant breeding systems in the Galápagos: a review. *Ann. Bot.*, 110: 1489 – 1501.
- Crouzy B, Stella M, Konzelmann T, Calpini B, Clot B, 2016. All-optical automatic pollen identification: towards an operational system. *Atmos. Environ.*, 140: 202 – 212.
- Dar S, Arizmendi MDC, Valiente-Banuet A, 2006. Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereeae; Cactaceae) in central Mexico. *Ann. Bot.*, 97: 423 – 427.
- Davies TW, Bennie J, Gaston KJ, 2012. Street lighting changes the composition of invertebrate communities. *Biol. Lett.*, 8: 764 – 767.
- Devoto M, Bailey S, Memmott J, 2011. The ‘night shift’: nocturnal pollen-transport networks in a boreal pine forest. *Ecol. Entomol.*, 36: 25 – 35.
- Dotterl S, Jurgens A, Seifert K, Laube T, Weissbecker B, Schutz S, 2006. Nursery pollination by a moth in *Silene latifolia*: the role of odours in eliciting antennal and behavioural responses. *New Phytol.*, 169: 707 – 718.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thompson JD, 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35: 375 – 403.
- Fleming TH, Holland JN, 1998. The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia*, 114(3): 368 – 375.
- Fox R, 2013. The decline of moths in Great Britain: a review of possible causes. *Insect Conserv. Divers.*, 6: 5 – 19.
- Gaston KJ, Bennie J, Davies TW, Hopkins J, 2013. The ecological impacts of nighttime light pollution: a mechanistic appraisal. *Biol. Rev.*, 88: 912 – 927.
- Gaston KJ, Davies TW, Bennie J, Hopkins J, 2012. Reducing the ecological consequences of night-time light pollution: options and developments. *J. Appl. Ecol.*, 49: 1256 – 1266.
- Gottardini E, Rossi S, Cristofolini F, Benedetti L, 2007. Use of Fourier transform infrared (FT-IR) spectroscopy as a tool for pollen identification. *Aerobiologia*, 23: 211 – 219.
- Hahn M, Bruhl CA, 2016. The secret pollinators: an overview of moth pollination with a focus on Europe and North America. *Arthropod-Plant Int.*, 10: 21 – 28.
- Hamm A, Wittmann D, 2009. Butterflies and moths (Lepidoptera). In: Ssymank A, Hamm A, Vischer-Leopold M eds. Caring for Pollinators. Safeguarding Agro-biodiversity and Wild Plant Diversity. Results of a Workshop and Research Project Commissioned by the German Federal Agency for Nature Conservation. BfN – Skripten 250, Bonn. 163 – 166.
- Herrera CM, 1987. Components of pollinator “quality”: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 50: 79 – 90.
- Hu BB, Li HH, Shi FC, 2012. Advance in the study of the mutualism between *Epicephala* moths (Lepidoptera, Gracillariidae) and Euphorbiaceae plants in China. *Acta Zootaxon. Sin.*, 36(2): 447 – 457. [胡冰冰, 李后魂, 石福臣, 2011. 中国头细蛾属昆虫(鳞翅目: 细蛾科)与叶下珠科植物互利共生关系研究进展. 动物分类学报, 36(2): 447 – 457]
- Kato M, Takimura A, Kawakita A, 2003. An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100: 5264 – 5267.
- Kephart S, Reynolds RJ, Rutter MT, Fenster CB, Dudash MR, 2006. Pollination and seed predation by moths on *Silene* and allied Caryophyllaceae: evaluating a model system to study the evolution of mutualisms. *New Phytol.*, 169: 667 – 680.
- Kluser S, Peduzzi P, 2007. Global pollinator decline: a literature review. UNEP/GRID-Europe, Geneva, Switzerland.
- Kristensen NP, Scoble M, Karsholt O, 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. *Zootaxa*, 1668: 699 – 747.
- LeCroy KA, Shew HW, van Zandt PA, 2013. Pollen presence on nocturnal moths in the Ketona Dolomite glades of Bibb County, Alabama. *J. Lepid. Soc.*, 35: 136 – 142.
- Lewanzik D, Voigt CC, 2014. Artificial light puts ecosystem services of frugivorous bats at risk. *J. Appl. Ecol.*, 51: 388 – 394.
- Li HH, 2012. Microlepidoptera of Qinling Mountains (Insecta: Lepidoptera). Science Press, Beijing. [李后魂, 2012. 秦岭小蛾类(昆虫纲: 鳞翅目). 北京: 科学出版社]
- Lunau K, Maier E, 1995. Innate colour preferences of flower visitors. *J. Comp. Physiol. A*, 177: 1 – 19.
- Macgregor CJ, Evans D, Fox R, Pocock MJO, 2017. The dark side of street lighting: impacts on moths and evidence for the disruption of nocturnal pollen transport. *Global Change Biol.*, 23: 697 – 707.
- Macgregor CJ, Pocock MJO, Fox R, Evans DM, 2015. Pollination by nocturnal Lepidoptera, and the effects of light pollution: a review. *Ecol. Entomol.*, 40: 187 – 198.
- Marcos JV, Navab R, Cristobala G, Redondo R, Escalante-Ramirez B, Bueno G, Deniz O, Gonzalez-Portod A, Pardoe C, Chung F, Rodriguez T, 2013. Automated pollen identification using microscopic imaging and texture analysis. *Micron*, 68: 36 – 46.
- Martinell MC, Dotterl S, Blanche C, Rovira A, Masso S, Bosch M, 2010. Nocturnal pollination of the endemic *Silene sennenii* (Caryophyllaceae): an endangered mutualism? *Plant Ecol.*, 211: 203 – 218.
- Merckx T, Slade EM, 2014. Macro-moth families differ in their attraction to light: implications for light-trap monitoring programmes. *Insect Conserv. Divers.*, 7: 453 – 461.
- Mitsumoto K, Yabusaki K, Aoyagi H, 2009. Classification of pollen species using autofluorescence image analysis. *J. Biosci. Bioeng.*, 107(1): 90 – 94.
- Miyake T, Yahara T, 1998. Why does the lower of *Lonicera japonica* open at dusk? *Can. J. Bot.*, 76: 1806 – 1811.
- Miyake T, Yahara T, 1999. Theoretical evaluation of pollen transfer by

- nocturnal and diurnal pollinators; when should a lower open? *Oikos*, 86: 233–240.
- Netz C, Renner SS, 2017. Long-spurred *Angraecum* orchids and long-tongued sphingid moths on Madagascar: a time frame for Darwin's predicted *Xanthopan/Angraecum* coevolution. *Biol. J. Linn. Soc.* 122(2): 1–10.
- New TR, 2004. Moths (Insecta: Lepidoptera) and conservation: background and perspective. *J. Insect Conserv.*, 8(2): 79–94.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S, 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120: 321–326.
- Pellmyr O, Thompson JN, 1996. Sources of variation in pollinator contribution within a guild: the effects of plant and pollinator factors. *Oecologia*, 107: 595–604.
- Peter CI, Venter N, 2017. Generalist, settling moth pollination in the endemic South African twig epiphyte, *Mystacidium pusillum* Harv. (Orchidaceae). *Flora*, 232: 16–21.
- Pettersson MW, 1991. Pollination by a guild of fluctuating moth populations: option for unspecialization in *Silene vulgaris*. *J. Ecol.*, 79: 591–604.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE, 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.*, 25: 345–353.
- Raguso RA, 2008. Wake up and smell the roses: the ecology and evolution of floral scent. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 39: 549–569.
- Reynolds RJ, Kula AAR, Fenster CB, Dudash MR, 2012. Variable nursery pollinator importance and its effect on plant reproductive success. *Oecologia*, 168: 439–448.
- Reynolds RJ, Westbrook MJ, Rohde AS, Cridland JM, Fenster CB, Dudash MR, 2009. Pollinator specialization and pollination syndromes of three related North American *Silene*. *Ecology*, 90(8): 2077–2087.
- Riley CV, 1892. The yucca moth and yucca pollination. *Annu. Rep. Mo. Bot. Gard.*, 3: 99–158.
- Spalding A, 1997. The use of the butterfly transect method for the study of the nocturnal moth *Luperina nickerlii leechi* Goater (Lepidoptera: Noctuidae) and its possible application to other species. *Biol. Conserv.*, 80: 147–152.
- Thompson JN, Pellmyr O, 1992. Mutualism with pollinating seed parasites amid co-pollinators: constraints on specialization. *Ecology*, 73(5): 1780–1791.
- Truxa C, Fiedler K, 2012. Attraction to light from how far do moths (Lepidoptera) return to weak artificial sources of light? *Eur. J. Entomol.*, 109: 77–84.
- Tur C, Vigalondo B, Trøjelsgaard K, Olesen J, Traveset A, 2014. Downscaling pollen-transport networks to the level of individuals. *J. Anim. Ecol.*, 83: 306–317.
- van Doorn WG, van Meeteren U, 2003. Flower opening and closure: a review. *J. Exp. Bot.*, 54: 1801–1812.
- van Geffen KG, van Grunsven RHA, van Ruijven J, Berendse F, Veenendaal EM, 2014. Artificial light at night causes diapause inhibition and sex-specific life history changes in a moth. *Ecol. Evol.*, 4(11): 2082–2089.
- Wang ZB, Li HH, 2015. The biology and survival strategy of *Epicephala* sp. (Lepidoptera: Gracillariidae). *Chin. J. Appl. Entomol.*, 52(1): 162–172. [王志博, 李后魂, 2015. 优头细蛾(鳞翅目: 细蛾科)的生物学特性及生存对策研究. 应用昆虫学报, 52(1): 162–172]
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Oller-Ton J, 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4): 1043–1060.
- Wasserthal LT, 1997. The pollinators of the Malagasy star orchids *Angruicum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compuctum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. *Bot. Acta*, 110: 343–359.
- Winfree R, Bartomeus I, Cariveau DP, 2011. Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 42: 1–22.
- Yang XF, Li HH, 2015. Mutualism between *Epicephala* sp. and *Phyllanthus microcarpus* – biology and mutualistic stability. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 52(1): 173–183. [杨晓飞, 李后魂, 2015. 叶下珠头细蛾与小果叶下珠互利共生的研究——生物学及系统稳定性. 应用昆虫学报, 52(1): 173–183]
- Yang XF, Li HH, 2018. The mutual adaption between the ovipositor of *Epicephala eriocarpa* and the style of *Glochidion eriocarpum*. *J. Insect Behav.*, 31(3): 264–276.
- Young HJ, 2002. Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (Caryophyllaceae). *Am. J. Bot.*, 89: 433–440.
- Zhang J, Hu BB, Li HH, Wang SX, 2012. Morphological and biological studies of *Epicephala lativalvaris* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Acta Entomol. Sin.*, 55(5): 585–595. [张晶, 胡冰冰, 李后魂, 王淑霞, 2012. 宽瓣头细蛾形态及生物学特性研究. 昆虫学报, 55(5): 585–595]
- Zhang J, Wang SX, Li HH, Hu BB, Yang XF, Wang ZB, 2012. Diffuse coevolution between two *Epicephala* species (Gracillariidae) and two *Breynia* species (Phyllanthaceae). *PLoS ONE*, 7(7): e41657.
- Zhang J, Yin YR, Wang ZB, Zhang ZG, Hu BB, Shi FC, Li HH, 2016. Mechanisms of population regulation in the mutualism between *Breynia vitis-idaea* (Euphorbiaceae) and *Epicephala vitisidaea* (Lepidoptera, Gracillariidae). *Acta Entomol. Sin.*, 59(2): 239–246. [张晶, 尹彦入, 王志博, 张振国, 胡冰冰, 石福臣, 李后魂, 2016. 小叶黑面神与小叶头细蛾互惠共生系统的种群调控机制. 昆虫学报, 59(2): 239–246]
- Zhao XG, Xiao L, Mao FC, 1999. Advances of pollen morphology in China. *Acta Bot. Bor.-Occid. Sin.*, 19(5): 92–95. [赵先贵, 肖玲, 毛富春, 1999. 中国植物花粉形态的研究进展, 西北植物学报, 19(5): 92–95]